

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: EKOEVOBI



**Martin Freudenfeld**

Efektivita opylovačů při přenosu pylu a možnosti rostlin ji ovlivnit

Pollinator pollen carryover effectiveness and plant's ability to enhance it

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Zdeněk Janovský, Ph.D.

Praha, 2020

## **Poděkování**

Zprvé bych rád poděkoval svému školiteli Zdeňku Janovskému, který mi ukázal velice zajímavé téma opylování rostlin a pomohl mi při psaní této práce. Dále bych chtěl poděkovat své rodině a přátelům, kteří za mnou vždy stojí a podporují mě v mé lásce k přírodě a vědě, která se jí zabývá. V neposlední řadě bych rád poděkoval Univerzitě Karlově, a především její Přírodovědecké fakultě, že mi dala možnost tuto vědu studovat a rozvíjet se v poznání přírody.

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

## **Abstrakt**

Opylovači přenášejí pyl na svých tělech z květu na jiný květ a tím pomáhají rostlinám se rozmnožit. Různé skupiny opylovačů se liší v efektivitě tohoto přenosu. Důležitou roli hraje množství pylových zrn, které jsou schopni na svém těle přenést a umístit na bliznu květu. Tato přenosová kapacita závisí na mnoha vlastnostech opylovače i rostliny. Záleží na velikosti a chlupatosti hmyzu, stejně tak na jeho chování, preferenci potravního zdroje, věrnosti nebo hojnosti jedinců. Rostliny mohou efektivitu přenosu pylu ovlivnit svými adaptacemi na vhodné skupiny opylovačů. Zefektivňují umístování pylu na opylovače morfologií květu, velikostí a množstvím pylových zrn, schopností tvořit pylové hrudky nebo brylky a rozdělováním vypouštění pylu v čase.

**Klíčová slova:** opylování, přenosová kapacita, efektivita přenosu, opylovači, funkční vlastnosti

## **Abstract**

Pollinators carry over pollen from one flower to another. They facilitate plant reproduction. Pollinator functional groups differ in their effectiveness of pollen carryover. Quantity of pollen grains on their body and deposition on stigma are very important. Pollinator carryover capacity depends on its functional traits. Body size, hairiness, visitation behaviour, foraging preferences, flower constancy and abundance of pollinators are significant.

Plants can enhance effectiveness of their pollination by adaptations to specific pollinator functional groups. They improve positioning of pollen on pollinators by specific changes to floral morphology, quantity and size of pollen grains. They can also enhance the effectiveness through aggregation of pollen grains into groups or into pollinia or by optimisation of pollen release in time.

**Key words:** pollination, carryover capacity, carryover effectiveness, pollinators, functional traits

## Obsah

1	Úvod .....	1
2	Proces přenosu pylu .....	3
2.1	Odběr z prašníků .....	3
2.2	Přenos pylu .....	3
2.3	Depozice na bliznu .....	3
3	Příčiny ztrát při přenosu pylu .....	5
3.1	Samovolné ztráty .....	5
3.2	Čištění a konzumace .....	5
3.3	Nedostupný pyl na těle opylovače .....	5
4	Míry efektivity přenosu pylu .....	7
4.1	Množství návštěv .....	7
4.2	Množství odebraného pylu z prašníků .....	7
4.3	Množství pylu přenášeného na těle opylovače .....	8
4.4	Množství pylu deponovaného na bliznu .....	8
4.5	Množství semen .....	9
5	Vlastnosti opylovačů ovlivňující přenos pylu .....	10
5.1	Mezidruhové rozdíly ve velikosti těla .....	10
5.2	Vnitrodruhové rozdíly ve velikosti těla .....	10
5.3	Chlupatost .....	11
5.4	Potravní preference .....	12
5.5	Frekvence návštěv květu .....	13
5.6	Věrnost opylovače .....	13
6	Srovnání efektivity skupin opylovačů na základě literatury .....	15
6.1	Interpretace výsledků .....	16
7	Adaptace rostlin na zvýšení efektivity přenosu pylu .....	17
7.1	Morfologie květů a květenství .....	17
7.2	Délka tyčinek .....	17
7.3	Pylové hrudky a brylky .....	18
7.4	Způsoby uvolňování pylu z prašníků .....	18
7.5	Množství a velikost pylových zrn .....	20
8	Závěr .....	21
9	Literatura .....	23
10	Příloha 1 .....	32

## 1 Úvod

Je několik možných způsobů, jak dostat pylové zrno z jednoho jedince rostliny na jiného jedince téhož druhu a zajistit tak pohlavní rozmnožení. Krytosemenné rostliny musí k přenosu nepohyblivého pylu využívat různé druhy vektorů. Jedním typem je anemogamie, tedy přenos pylových zrn větrem. Podobně funguje hydrogamie, kde je pyl přenášen proudem vody (Cook et Cook, 1988). U většiny kvetoucích rostlin se ale setkáváme se zoogamií, přenosem pylu pomocí živočichů. Tento velmi častý mutualistický vztah mezi rostlinou a živočichem (nejčastěji hmyzem) se objevuje u 85 % všech kvetoucích rostlin (Ollerton *et al.*, 2011). V mírném pásu je to 78 % a v tropech dokonce až 94 %. Rostliny použitím vektorů se snaží o omezení autogamie (samoopylení), která by mohla snižovat variabilitu potomstva a vést k inbreedingu (Charlesworth et Charlesworth, 1987). V této práci se zabývám především efektivitou přenosu pylu hmyzem.

Rostliny mají pro své opylovače většinou odměnu. Mají ji proto, aby je přilákaly a přiměly strávit nějaký čas na květu tak, aby se opylovači, pokud možno, dotýkali pohlavních orgánů (tj. tyčinek s prašníky a čnělky s bliznou) a tím zprostředkovali přenos pylu na bliznu. Nejčastěji představují odměny pro opylovače dostupný potravní zdroj. Tímto zdrojem zpravidla bývá nektar nebo pyl (Gilbert, 1981). Nabízení pylu opylovačům je ale poněkud riskantní, protože část pylu zkonzumují návštěvníci květu, a proto je důležité, aby ho měla rostlina nabízející pyl dostatečné množství. Méně častými typy odměn bývají různé oleje (Simpson et Neff, 1981) nebo poskytnutí úkrytu a tepla uvnitř květu (Sapir *et al.*, 2006).

Mezi opylovače patří hlavně hmyz, ale existují rostliny opylované ptáky (Fumero-Cabán et Meléndez-Ackerman, 2007), letouny (Chiroptera) (Heithaus *et al.*, 1974), nelétavými savci (Janson *et al.*, 1981) i jinými živočichy (Olesen et Valido, 2003; Sarma *et al.*, 2007). Mezi obvyklé hmyzí opylovače patří blanokřídlí (Hymenoptera), kteří jsou považováni za vůbec nejefektivnější skupinu v přenášení pylu a opylování jako takovém, důležitou pro většinu hmyzem opylovaných rostlin (Faegri et van der Pijl, 2013). Hlavně se jedná o sociální i samotářské včely včetně čmeláků (Apoidea), kteří často bývají velmi efektivními a častými opylovači. Méně efektivní, ale u některých rostlin velmi důležité jsou vosy (*Vespula*) (Jacobs *et al.*, 2010). Mezi blanokřídlé patří i mravenci (Formicidae), kteří ale nebývají příliš spolehliví a významní opylovači (Escaravage et Wagner, 2004).

Další skupinou opylovačů jsou motýli (Lepidoptera). Ti jsou asi nejznámější skupinou opylovačů a přesto, že nebývají považováni v přenášení pylu za tak efektivní (Herrera, 1987; Sahli et Conner, 2007; Ballantyne *et al.*, 2015), jsou pro řadu rostlin důležitou skupinou (Hahn et Bruhl, 2016). Brouci (Coleoptera) se také často pohybují na květech, ale v literatuře nejsou považováni za tak efektivní v přenášení pylu (Bernhardt, 2000; Talavera *et al.*, 2001).

Další důležitou skupinou opylovačů jsou dvoukřídlí (Diptera), z nichž je třeba jmenovat

hlavně pestřenky (Syrphidae), které jsou dosti variabilní skupinou, a proto se mezi nimi vyskytují jak velmi efektivní přenašeči pylu, tak i návštěvníci květu s minimálním vlivem na opylování (Rader *et al.*, 2009). Pro určité rostliny jsou důležitými opylovači například mouchy (Muscidae) (Escaravage et Wagner, 2004) nebo komáři (Culicidae) (Thien, 1969). Méně častými opylovači jsou třeba švábi (Blattodea) (Vlasáková *et al.*, 2008) a jim příbuzní termiti (Isoptera) (Nagamitsu et Inoue, 1997).

Funkční skupiny opylovačů se liší svými vlastnostmi, a to jak morfologickými (velikost těla, chlupatost, délka a tvar ústního ústrojí), tak vlastnostmi v chování (potravní preference, věrnost opylovače, vzdálenost přeletů mezi květy, doba strávená na květu). Liší se také vlastnosti společenstev (hojnost jedinců, kompetice), v nichž se vyskytují. Díky svým vlastnostem jsou jednotlivé skupiny opylovačů různě efektivní v opylování.

Rostliny mají možnosti efektivitu opylení ovlivnit. Vyvinuly se u nich specifické adaptace, díky kterým mohou zefektivňovat přenos pylu a zvyšovat pravděpodobnost generativního rozmnožení. Určitá morfologie květu a pohlavních orgánů zajišťuje přesnější umístění pylu na tělo opylovače. Další adaptace se mohou týkat vlastností pylových zrn a jejich vypouštění v čase.

V této práci se zajímám zejména o efektivitu přenosu pylu jednotlivými skupinami opylovačů a specifickými adaptacemi rostlin, umožňujícími jim efektivitu přenosu pylu zvýšit. Efektivitou opylování v této práci myslím zejména pravděpodobnost, že se pylové zrno z prašníků jedné rostliny dostane na bliznu rostliny druhé.

Pohled na efektivitu se ale liší v závislosti na jednotlivých složkách fitness rostliny. Zatímco pro samčí složku fitness je podstatné celkové množství pylu, které se pomocí opylovače dostane na co nejvíce dalších květů stejného druhu, pro samičí složku fitness je důležité pouze, aby se na bliznu dostalo tolik pylových zrn z jiného jedince stejného druhu, aby bylo možné vytvořit ze všech vajíček semena a plody.

## **2 Proces přenosu pylu**

Přenos pylu je komplexní proces skládající se z několika kroků. Prvním krokem je odběr z prašníků, tedy množství pylu, které se dostane za jednu návštěvu květu z tyčinek na tělo opylovače. Je předpokladem pro další krok, kterým je samotný transport pylových zrn na těle, při kterém dochází ke ztrátám z takto přeneseného pylu. Třetím krokem je depozice pylu na bliznu, tedy množství pylu, které rostlina z těla opylovače dokáže získat. Jednotlivé části tohoto procesu spolu úzce souvisejí a navzájem na sebe navazují.

### **2.1 Odběr z prašníků**

Opylovač se při návštěvě květu dostává do kontaktu se samčími orgány rostliny, což vede k uvolňování pylových zrn a jejich zachytávání na povrchu těla opylovače. Ne všichni opylovači se do kontaktu vždy dostanou. Může se jednat o takzvané zloděje nektaru, kteří se tyčinek nedotýkají a jen čerpají nektar (Rammell *et al.*, 2019). Někteří návštěvníci květu se sice tyčinek dotýkají, ale značné množství pylu zkonzumují (Gilbert, 1985a; Sedivy *et al.*, 2011).

Pro rostlinu je důležité, aby se dostalo z květu co nejvíce pylu, pokud možno ne najednou, ale postupně, aby se zvýšil počet potenciálních oplodněných cizích květů. Proto je výhodné rozprostřít odběr pylu mezi co nejvíce opylovačů a limitovat odběr pylu jedincem. K tomu rostlinám slouží řada adaptací jako například tvorba pylových balíčků, pozvolné otevírání prašníků, specifické umístění prašníků na určité místo koruny nebo třeba porcidní prašníky (Harder *et Thomson*, 1989). Těmto adaptacím se podrobněji věnuji v kapitole „Adaptace rostlin na zvýšení efektivity přenosu pylu“.

### **2.2 Přenos pylu**

Pylová zrna cestují na tělech opylovačů na jiné květy. Jednotlivé funkční skupiny opylovačů se zásadně liší v tom, kolik pylových zrn na sobě mohou nosit. Pyl přenášejí na různé vzdálenosti a různě dlouho. Přenosovou kapacitu ovlivňují jak vlastnosti rostlin (velikost pylových zrn, způsoby vypouštění pylu a jiné), tak vlastnosti opylovačů (velikost těla, chlupatost nebo třeba častost návštěv květu), kterým se více věnuji v kapitole 5. Opylovači na svých tělech nosí různý počet druhů pylových zrn, podle toho, kolik druhů rostlin navštěvují (Benachour, 2017). Pro rostlinu je však důležité množství pylu jejího druhu a ostatní pyl jí může být spíše na škodu, například, když zanechá bliznu a znemožní tak depozici konspecifického pylu (Gregory *et Galen*, 1989; Morales *et Traveset*, 2008; Muchhala *et Thomson*, 2012).

### **2.3 Depozice na bliznu**

Poslední krok v procesu přenosu pylu je depozice na bliznu. Určité množství pylu, které opylovač přenáší na částech svého těla se při kontaktu s květem dostane na bliznu a vede

k úspěšnému opylení a oplodnění vajíček. Ne vždy ke kontaktu se samičími pohlavními orgány dochází a někdy je pyl doručen i na jiné květní části (Rademaker *et al.*, 1997; Muchhala *et Thomson*, 2012). Tento pyl je pro rostlinu ztracen a nevede ke zdárnému rozmnožení. Různé druhy rostlin potřebují na svou bliznu deponovat různá množství pylu, aby došlo k tvorbě, pokud možno maximálního množství semen.



### **3 Příčiny ztrát při přenosu pylu**

Při přeletech z květu na květ se část pylových zrn přenášených na těle opylovače může ztratit (samovolně, konzumací opylovačem, čištěním opylovače apod.). Takto ztracený pyl je pro rostlinu zbytečně vynaložené úsilí a snižuje efektivitu přenosu. Kvůli ztrátám rostlina vytváří dostatečné množství pylových zrn, aby se potřebná část dostala i na blizny dalších rostlin.

#### **3.1 Samovolné ztráty**

Pyl může samovolně padat z opylovače při pohybu (let, pohyb po rostlině) (Rademaker *et al.*, 1997; Johnson *et al.*, 2005). Ztráty mohou být opravdu velké a rostliny mohou tímto způsobem ztratit až 99 % vytvořeného pylu (Johnson *et al.*, 2005). Ke ztrátám dochází i při kontaktu s jinými částmi rostliny než jsou samičí pohlavní orgány. Pokud je blizna relativně malá ve vztahu k velikosti jiných částí květu nebo květu jako celku, je pravděpodobné, že bude docházet k umisťování pylových zrn i jinam (Rademaker *et al.*, 1997; Muchhala et Thomson, 2012).

#### **3.2 Čištění a konzumace**

Některé skupiny hmyzu, například pestřenky (Gilbert, 1981) nebo některé druhy včel (Rademaker *et al.*, 1997) pravidelně čistí některé části svého těla. Pomocí předních končetin ze sebe shazují pylová zrna, aby jim nepřekážela během aktivity a nezatěžovala je při létání (Rademaker *et al.*, 1997). Nejčastěji smetají pyl z hlavy, hlavně ze sosáku a očí, křídel i dalších částí těla. Pestřenky obvykle pyl smetený z hlavy požírají (Gilbert, 1981). K čištění většinou dochází během krmení na květu nebo mezi krmeními na osluněném listu, kde dochází k očištění celého těla. Ať je takto smetený pyl pozřen nebo jen ztracen odhozením, pro rostlinu se stává nedostupným a nevede ke zdárnému roznosu do dalších květů (Willmer et Finlayson, 2014)

Záměrná konzumace pylu velmi ovlivňuje rozmnožování rostliny. Ať už jde o čisté konzumenty pylu bez pozitivního efektu opylení nebo o opylovače, kteří za odměnu zkonzumují určité množství pylových zrn, takto ztracený pyl se nemůže uplatnit v rozmnožování rostliny. Pylem se živí široké spektrum hmyzu, téměř všechny skupiny opylovačů kromě motýlů (Gilbert, 1981; Haslett, 1989a; Haslett, 1989b; Johnson et Nicolson, 2001; Sedivy *et al.*, 2011).

#### **3.3 Nedostupný pyl na těle opylovače**

Pylová zrna umístěna na některých částech těla opylovače se stávají pro rostlinu nedostupnými (Escaravage et Wagner, 2004; Huang *et al.*, 2015; Koch *et al.*, 2017). Jedná se o části, jimiž se hmyz nedotýká blizny, proto na ni jimi nemůže přenést pyl. Často to jsou například křídla, kterými se mnohé druhy hmyzu květu téměř nedotýkají, a i přes to se na ně nějaký pyl dostane (Epps *et al.*, 2015). Jiným příkladem jsou pylové košíčky u včel z čeledi Apidae (ale také analogické struktury uzpůsobené ke sběru pylu u ostatních Apoidea)

(Michener, 1998). Pyl sebraný v košíčkách nemůže být deponován na bliznu, a proto je pro rostlinu ztracen.

## 4 Míry efektivity přenosu pylu

Efektivita přenosu pylu je komplexní proměnná, kterou lze vyjádřit mnoha způsoby. Obvykle se efektivita odhaduje pomocí snáze naměřitelných proměnných. Někteří autoři určují efektivitu přenosu pylu z informací o množství pylu získaného z květu za jednu návštěvu (Larsson, 2005), jiní z množství pylových zrn na těle opylovače (např. Escaravage et Wagner, 2004) nebo množství pylu, které se pomocí opylovače dostane na bliznu dané rostliny (King *et al.*, 2013; Phillips *et al.*, 2018). Některým stačí i informace o počtech návštěv květu za určitý časový úsek. Jiní autoři efektivitu opylovače vyjadřují množstvím vytvořených semen (Kandori, 2002; Sahli et Conner, 2007; Jacobs *et al.*, 2010). Mnohdy jednotlivé naměřené proměnné (popř. jejich kombinace) porovnávají efektivitu opylovačů z různých úhlů pohledu.

### 4.1 Množství návštěv

Základní přehled o tom, jestli by opylovač sledovaný druh rostliny mohl efektivně opylovat, dává množství návštěv květu daného druhu rostliny za určitý časový úsek. Předpokládá se, že opylovač, který bude na květu častěji, zvyšuje pravděpodobnost nabrání pylu a odevzdání pylu na bliznu, tedy opylení jako takového. Hlavním nedostatkem odhadu efektivity opylovače z množství návštěv je, že část návštěv květu k opylení vůbec nevede, neboť se potenciální opylovač nedotkne pohlavních orgánů rostliny (Goméz et Zamora, 1999; Escaravage et Wagner, 2004; Rader *et al.*, 2011). Poměrně častý opylovač tedy vůbec nemusí být opylovačem efektivním, protože nepřenesl dostatečné množství pylových zrn na bliznu. Je tedy dobré zkombinovat informaci o frekvenci návštěv květu opylovačem s dalšími mírami, které souvisí s přenosem pylu, například s množstvím deponovaného pylu na bliznu květu (Herrera, 1987; Goméz et Zamora, 1999; King *et al.*, 2013).

### 4.2 Množství odebraného pylu z prašníků

Efektivita opylovače se může částečně určit podle množství pylu, které při jedné návštěvě květu odebere z prašníků (Larsson, 2005). Předpokládá se, že opylovač, který odebere velké množství pylových zrn, má větší pravděpodobnost, že tento pyl úspěšně roznese a deponuje ho na blizny ostatních květů (Freitas et Paxton, 1998; Ivey *et al.*, 2003). Pokud se ale srovná množství pylu, které opylovač odebral s množstvím, které deponuje na bliznu a porovnají se jednotlivé druhy opylovače, může se ukázat, že opylovač, který nabral relativně menší počet pylových zrn ho deponuje na bliznu více než opylovač, který nabral relativně více pylu (Li *et al.*, 2014; Parker *et al.*, 2016).

Někteří opylovači, například medonosné včely (*Apis*), sice mohou nabírat velké kvantum pylu, ale jen zlomek z toho množství deponují na bliznu jiného jedince daného druhu rostliny, protože většina skončí v pylových košíčkách (*corbiculae*) a je odnesena do hnízda. Proto jsou méně efektivní než například čmeláci (*Bombus*), kteří pylu naberou méně, ale více ho donesou

na bliznu dalšího květu (Young *et al.*, 2007).

#### **4.3 Množství pylu přenášeného na těle opylovače**

Možným ukazatelem efektivity opylování je množství pylových zrn, které je opylovač schopen přenášet na povrchu svého těla (Escaravage *et Wagner*, 2004; Bartomeus *et al.*, 2008; Alarcón, 2010; Howlett *et al.*, 2011). Takto přenášený pyl by se měl promítnout v množství pylu, které opylovač může přenést na bliznu. Množství pylu přenášené na opylovači je mnohem jednodušší a rychlejší zjistit, oproti měření deponovaného pylu za jednu návštěvu nebo počítání vytvořených semen metodou stěrů pylu z opylovačů želatinovými bločky (Dafni *et al.*, 2005). Stěr z opylovače je jednou z metod, která dává představu o poměru množství konspécifického a heterospécifického pylu na opylovači, a tudíž umožňuje lépe kvantifikovat i kvalitu přenášeného pylu z pohledu rostliny (Adler *et Irwin*, 2006; Bartomeus *et al.*, 2008; Rammell *et al.*, 2019).

Pyl přenášený na těle opylovače se nemusí dostat na bliznu, protože může být deponován na nesprávnou bliznu nebo může být ztracen a nemusí vůbec vést k opylení (King *et al.*, 2013). K určení efektivity opylovače se zdá vhodné přidat k informaci o množství přenášeného pylu ještě informaci o frekvenci návštěv květu. Pokud opylovači přenášejí velké množství pylu, ale na rostlinu nelétají pravidelně, nejsou efektivními opylovači a tyto nepravidelné velké odnosy mohou znamenat výrazné ztráty pro samčí složku fitness. Naopak i pokud přenášejí jen malé množství, ale jsou častými návštěvníky, mohou být efektivnějšími opylovači (Herrera, 1987; Gómez *et Zamora*, 1999; Talavera *et al.*, 2001; Alarcón, 2010).

#### **4.4 Množství pylu deponovaného na bliznu**

Další alternativou pro odhad efektivity opylovače je množství pylových zrn, které daný opylovač deponuje na bliznu při jedné návštěvě květu (Gyan *et Woodell*, 1987; Herrera, 1987; Gómez *et Zamora*, 1999; King *et al.*, 2013; Stavert *et al.*, 2016; Phillips *et al.*, 2018). Výhodou oproti předcházejícím mírám je hlavně to, že je depozice na bliznu jasným důkazem toho, že došlo ke kontaktu opylovače s bliznou a nemusí se brát v potaz ztráty pylu, které jí předcházely. Neukazuje ale jaké množství pylu, které se na bliznu dostalo, je ještě životaschopné. Také tato metoda poskytuje jen přibližný odhad samičí složky fitness a o samčí složce není zřejmé nic. Neukazuje ani důsledek opylení, tedy jestli vůbec a kolik se díky přenosu pylu na bliznu vytvořilo semen nebo plodů. Další nevýhodou této míry může být náročnost metodiky, která zahrnuje přípravu rostlin a přesné sledování opylovače, který danou rostlinu navštíví a deponuje pylová zrna.

#### **4.5 Množství semen**

Předposlední možností je vyjádření efektivity opylovače pomocí množství semen, které rostlina po depozici pylu na bliznu vytvoří (Richards, 1987; Kandori, 2002; Sahli et Conner, 2007), popřípadě množství založených plodů (Jacobs *et al.*, 2010). Množství semen může být přímým důsledkem přenosu pylu na bliznu a dá se použít jako míra úspěšnosti opylovače v opylování, potažmo i důležitosti daného opylovače pro určitou rostlinu. Nevýhodou odhadu efektivity opylovače z množství vytvořených semen je však to, že chování opylovače nemusí být hlavním faktorem ovlivňujícím tvorbu semen. Množství vytvořených semen totiž může ovlivňovat i řada jiných faktorů, jako například množství dostupných vajíček pro opylení nebo nedostatek zdrojů limitující produkci semene (Pellmyr et Thompson, 1996).

## 5 Vlastnosti opylovačů ovlivňující přenos pylu

Mnohé vlastnosti (morfologické, chování, společenstva) opylovačů ovlivňují efektivitu přenosu pylu. Často dané vlastnosti souvisí se specializací na konkrétní typ květu nebo druh rostliny, například tvar a délka ústního ústrojí může být adaptací na určitý typ květu s dlouhou květní trubkou nebo ostruhou. Jiné vlastnosti ovlivňující efektivitu opylovačů však jsou spíše dány jinými aspekty jejich životní strategie a s opylovanými rostlinami mají přímo jen málo společného.

### 5.1 Mezidruhové rozdíly ve velikosti těla

Zásadní vlastností je velikost těla opylovače. Čím větší živočich je, tím více pylových zrn může nabrat z prašníků, přenášet na povrchu těla a pak i deponovat na bliznu (Phillips *et al.*, 2018). Čmeláci (*Bombus*), kteří mají oproti jiným opylovačům větší velikost těla, patří k nejefektivnějším přenašečům pylu mezi hmyzem (Benachour, 2017). Větší druhy včel mohou deponovat více pylu, než jejich relativně menší příbuzné druhy (Solís-Montero *et Vallejo-Marín*, 2017), ale může se stát, že relativně menší opylovači budou v důsledku jiných faktorů deponovat více pylu než opylovači relativně větší (Benjamin *et al.*, 2014; Dieringer *et Cabrera*, 2002).

Velikost těla může mít vliv na dobu trávenou letem mezi květy nebo krmením a velcí opylovači, jako jsou čmeláci, se mnohem častěji živí nektarem a nespotřebovávají tedy pylové zásoby rostliny (Gilbert, 1985). Jsou na květu delší dobu a mají možnost nabrat z prašníků, popřípadě deponovat na bliznu větší množství pylu, a tím zvýšit pravděpodobnost opylení (Ivey *et al.*, 2003). Velikost opylovače (měřená hmotností) je také v pozitivním vztahu s množstvím vytvořených semen a plodů rostlinou (Richards, 1987; Sahli *et Conner*, 2007; Warzecha *et al.*, 2016). Může to být tím, že velký návštěvník květu se snáze dostane do kontaktu jak se samčí, tak i se samičí částí květu. Dotýká se větší plochy blizny, a je tedy v opylování efektivnější než malý opylovač, který se pohlavních orgánů květu nedotýká (Kandori, 2002; Phillips *et al.*, 2018; Rammell *et al.*, 2019). Samozřejmě záleží i na jiných vlastnostech (věrnost, specializace, frekvence návštěv květu), proto není samotná velikost spolehlivým ukazatelem efektivního přenašeče pylu (Adler *et Irwin*, 2006).

### 5.2 Vnitrodruhové rozdíly ve velikosti těla

Důležité nejsou jen mezidruhové rozdíly ve velikosti těla, ale svoji roli hraje i vnitrodruhová variabilita. Například pestřenky (Syrphidae) často vykazují znatelnou vnitrodruhovou variabilitu ve velikosti těla, protože samičky bývají díky tvorbě vajíček a rozdílné hmotnosti gonád znatelně větší než samečkové (Gilbert, 1985b). Ještě výraznější je vnitrodruhová variabilita ve velikosti u čmeláků (*Bombus*), a to i v rámci jedné kolonie. Větší jedinci deponují více pylu na bliznu a zároveň si odnášejí více nektaru. Menší jedinci mají kratší

ústní ústrojí, kvůli kterému nemusejí dosáhnout pro odměnu, a také deponují méně pylu (Willmer et Finlayson, 2014). Jedinci stejného druhu, kteří jsou menší, vykazují daleko menší efektivitu vyjádřenou nižším počtem vytvořených semen a plodů (až o polovinu) (Jauker *et al.*, 2016; Warzecha *et al.*, 2016).

### 5.3 Chlupatost

Další vlastností, která se ukazuje jako velmi důležitá při přenosu pylu a opylování samotném, je chlupatost, tedy hustota a délka chlupů na povrchu různých částí těla opylovače, které zvyšují pravděpodobnost přichycení a udržení pylových zrn na různých částech těla (Holloway, 1976). Primární funkcí chlupů u hmyzu ale není přenos pylu. Chlupy často slouží jako smyslové receptory (Altner et Loftus, 1985). Délka chlupů i jejich hustota souvisejí s velikostí těla opylovače. Velikostně menší opylovači nemohou mít dlouhé chlupy, a tak to dohánějí v hustotě chlupů, kterou mají výrazně vyšší, ale mnozí velikostně větší opylovači jako jsou čmeláci (*Bombus*) nebo motýli (Lepidoptera) mají dlouhé chlupy a zároveň i vysokou hustotu chlupů (Roquer-Beni *et al.*, 2020). Obecně platí, že chlupatí opylovači jsou v přenosu pylu efektivnější než opylovači bez chlupů (Escaravage et Wagner, 2004; Larsson, 2005; Alarcón, 2010; Phillips *et al.*, 2018).

Chlupatost, zejména na některých částech těla, se ukazuje jako dobrý prediktor přenosové kapacity a depozice pylu na bliznu (Stavert *et al.*, 2016). U otevřených květů je nejčastěji v kontaktu s tyčinkami obličejová část hlavy, proto je právě chlupatost této části dobrým prediktorem pro přenos pylu rostlin s tímto typem květu. V jiných případech může být důležitá například chlupatost ventrální nebo naopak dorsální části hrudi (Escaravage et Wagner, 2004; Stavert *et al.*, 2016). Při opylování je důležité, na jaké části těla opylovače je pyl umísťován (Koch *et al.*, 2017). Rostliny díky morfologii květu umísťují pyl na určitá místa (Faegri et van der Pijl, 2013), například rostliny s otevřeným květem jako *Cistus* (*Cistaceae*) umísťuje pyl na ventrální část těla opylovače. Naopak například rostliny s jícnovitými květy, jako je *Lavandula* (*Lamiaceae*), ho umísťují na dorsální část těla opylovače (Bartomeus *et al.*, 2008).

Mezi nejchlupatější přenašeče pylových zrn patří motýli a můry (Lepidoptera), hned po nich jsou blanokřídlí (Hymenoptera), a to hlavně čmeláci (*Bombus* spp.), zednice (Megachilidae), ostatní včely (Apoidea) jsou méně chlupaté. Značně chlupaté jsou i některé pestřenky (Syrphidae), mouchy (Muscidae) nebo někteří brouci (Coleoptera). Nejvíce chlupů na milimetr čtvereční (zato však velmi krátkých) mají ze všech měřených opylovačů ploskočelky (Halictidae). Naopak nejdelší chlupy mají motýli, čmeláci a pelonosky (*Anthophora* spp.) (Roquer-Beni *et al.*, 2020). Mravenci (Formicidae) a někteří brouci mají více, či méně holá

těla, a proto se na ně chytá méně pylu (Escaravage et Wagner, 2004). Chlupatí dvoukřídlí mohou vykazovat vyšší odběry pylu i jeho depozice na bliznu než dvoukřídlí bez chlupů (Larsson, 2005). Pestřenky a ostatní dvoukřídlí se v přenosech pylu nijak výrazně neliší a i přesto, že nebývají ostatní dvoukřídlí považováni za významné opylovače, mohou být díky své chlupatosti stejně důležití jako pestřenky nebo včely (Orford *et al.*, 2015; Rader *et al.*, 2009).

#### **5.4 Potravní preference**

Vlastnosti týkající se chování opylovačů jsou srovnatelně důležité jako jejich vlastnosti morfologické. Nejběžnější odměny, pro něž opylovači létají na květy, jsou pyl, nektar nebo létají pro oba tyto zdroje najednou (Gilbert, 1985a; Haslett, 1989; Rademaker *et al.*, 1997). Typ odměny, který jednotliví opylovači využívají, má velký vliv na množství přenášeného a deponovaného pylu, a tím i na úspěšnost opylení (Freitas et Paxton, 1998; Gómez et Zamora, 1999; Larsson, 2005).

Někdy jsou rozdíly v preferenci k odměnám i mezi pohlavími (Larsson, 2005) nebo jednotlivými jedinci (Haslett, 1989), a někdy jedinec svou potravní preferenci mění v čase (Freitas et Paxton, 1998). Samičky sbírají pyl častěji než samečkové, protože při tvorbě vajíček vyžadují potřebné množství bílkovin, které pylová zrna obsahují (Gilbert, 1981; Haslett, 1989). Samečci pestřenek mají obvykle vyšší aktivitu, častěji létají, proto upřednostňují nektar, který obsahuje více cukrů a dodává tak energii potřebnou pro létání rychleji (Haslett, 1989; Freitas et Paxton, 1998). Tato preference nektaru se zřejmě odráží v relativně delším sosáku u samečků než samiček, které častěji sbírají i pyl (Gilbert, 1985b).

Opylovači hledající pylová zrna se nejvíce dotýkají prašníků na tyčinkách květu, a proto vykazují znatelně větší odběr pylu. Ti, kteří sají raději nektar, mohou odebrat pylu méně, ale mívají častější kontakt s bliznou, a proto mohou více pylu předat (Freitas et Paxton, 1998; Young *et al.*, 2007; Rammell *et al.*, 2019). Nejeftivnější opylovači zároveň odeberou i předají pylová zrna, často to jsou živočichové, kteří se živí pylem i nektarem (Freitas et Paxton, 1998; Sahli et Conner, 2007). Opylovači hledající pyl přicházejí méně často do kontaktu s bliznou, přesto mohou vykazovat dostatečně velké depozice pylu a být tak efektivními opylovači (Javorek *et al.*, 2002).

S preferencí potravy úzce souvisí morfologie ústního ústrojí (velikost, tvar), která může napovědět, jaký typ potravy jednotlivý druh hmyzu upřednostňuje. Druhy, které se specializují na sběr pylu, mají zcela odlišné ústní ústrojí než druhy sbírající nektar. Druhy pestřenek s krátkým a širokým sosákem (například druhy rodů *Syrphus*, *Episyrphus*) většinou



sbírají pyl, naopak druhy s dlouhým a tenkým sosákem (např. *Syrretta*) častěji sají nektar (Gilbert, 1981).

Vosy (*Vespula*) mají krátká kusadla, proto musejí lézt hlouběji do květu, aby mohly získat nektar. Tím pádem se častěji dotýkají blizny a deponují na ni potřebné množství pylu (Jacobs *et al.*, 2010). Naopak jiní opylovači, jako jsou například lišajové (*Sphinginae*), mohou mít tak dlouhý sosák, že u květů rostlin s nedostatečně dlouhou ostruhou se nedostanou do kontaktu s tyčinkami a bliznami vůbec (Maad, 2000; Alexandersson *et al.*, 2002).

### 5.5 Frekvence návštěv květu

Opylovač může mít velkou přenosovou kapacitu nebo může předávat na bliznu velké množství pylu, ale pokud je pouze občasným návštěvníkem květu, je jeho důležitost a efektivita opylení pro rostlinu zanedbatelná (Kandori, 2002). Je potřeba, aby byl opylovač pokud možno hojný (velký počet jedinců) a navštívil velké množství květů za jednotku času (Rader *et al.*, 2009; Alarcón, 2010). Například pestřenka *Rhingia campestris* deponuje relativně velká množství pylu na bliznu, ale může navštěvovat květy jen velmi zřídka, a to hlavně v případě nižších počtů pestřenek na lokalitě v danou dobu. Naopak jiný druh pestřenky *Episyrphus balteatus* deponuje pylu na blizny velmi málo, ale je v daném systému nejčastějším opylovačem (King *et al.*, 2013). Někdy jsou častější návštěvníci květu méně efektivní, protože se dostatečně často nedotýkají blizny nebo nepřenášejí dostatečné množství pylových zrn (Jacobs *et al.*, 2010).

### 5.6 Věrnost opylovače

Opylovači mají vyvinutou paměť, schopnost učit se a vizuálně vyhledávat květy (Chittka *et al.*, 1999). To jim dovoluje specializovat se na určité druhy a typy květů. Některé druhy opylovačů jsou na určitý druh rostliny specializované kvůli pevné preferenci vzniklé během souběžné koevoluce s danou rostlinou (Bronstein *et al.*, 2006). Jiné druhy se naučí létat na dominantní hojný typ květu s potřebně velkými odměnami. Schopnost učit se a specializovat se má za následek, že opylovač navštěvuje pouze úzký okruh rostlin a zvyšuje tak šanci na úspěšné opylení (Waser, 1986).

Existuje několik možných vysvětlení věrnosti opylovače (Chittka *et al.*, 1999; Amaya-Márquez, 2009; Grüter *et al.*, 2011). Nejjednodušším vysvětlením je limitace paměti, tedy to, že si opylovač dokáže pamatovat jen velmi málo typů květů (Waser, 1986). Dalším vysvětlením je hypotéza uložení vlastností daného květu do paměti, které může vést k zvýšení efektivity hledání dalších květů (Goulson, 2000). Jiná hypotéza věrnost vysvětluje tak, že pro naučení nového typu květu je nutné investovat čas a energii, a proto může být výhodnější zůstat u původního typu (Waser, 1986; Chittka *et al.*, 1999). Dalším možným vysvětlením je

minimalizace vnitrodruhové kompetice (zejména u sociálního hmyzu), proto si jednotlivci mohou rozdělovat zdroje a práci (Hill *et al.*, 2001).

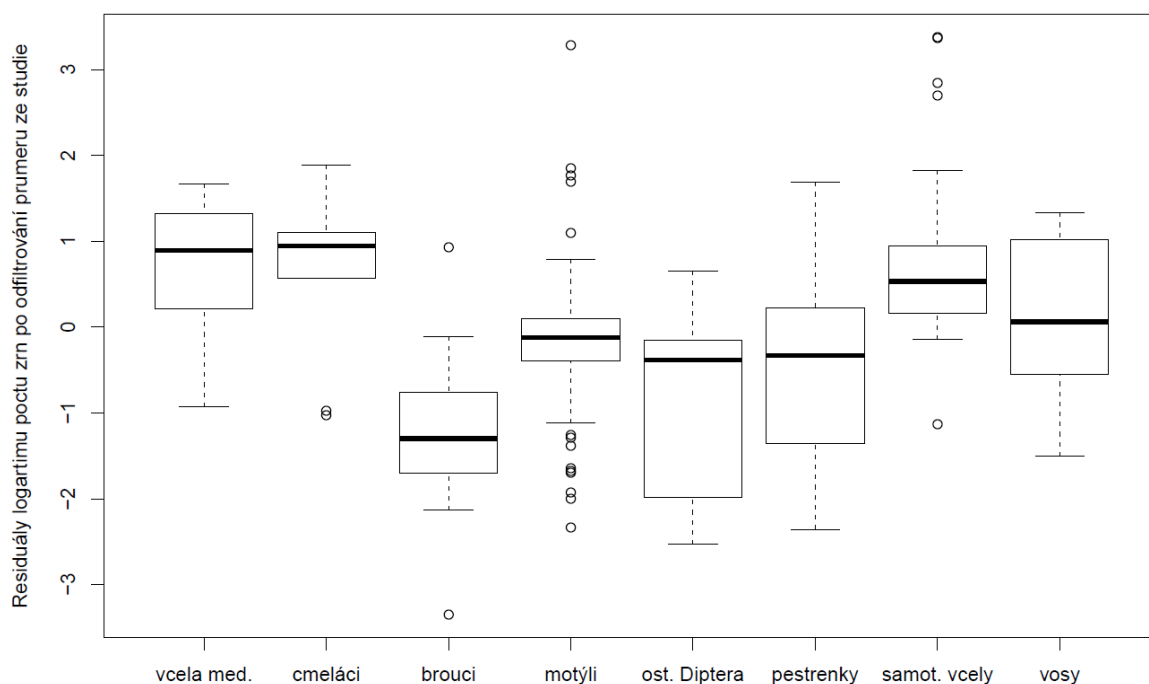
Věrnost opylovače je ovlivňována řadou parametrů květu jako je například typ odměny, morfologie a barva květu nebo vzdálenost květů mezi sebou (Chittka *et al.*, 1999; Raine *et al.*, 2007). Když se květy svými vlastnostmi dostatečně liší (v jednu i více parametrů), vykazují někteří opylovači silnější selektivitu určitého typu květu (Goulson *et Wright*, 1998; Gegear *et Lavery*, 2004) a čím více rozdílných vlastností květy mají, tím jsou opylovači věrnější (Gegear *et Lavery*, 2005). Jedinec ale stejně může celkem často střídat druhy květu a být věrný vždy jen omezenou dobu (Raine *et Chittka*, 2007). Ale nemusí to platit u všech opylovačů, protože jednotlivé druhy opylovačů se ve svém chování liší a vykazují rozdílné stupně věrnosti k typu květu (Gegear *et Lavery*, 2004). Není jasné, čím je věrnost opylovačů způsobována, a u jednotlivých druhů opylovačů může být způsobena jinými faktory (Grüter *et Ratnieks*, 2011)

Velmi důležité je, aby pyl, který se díky opylovači dostane na bliznu, byl pokud možno z co nejmenšího počtu druhů rostlin, nejlépe ze stejného druhu jako je přijímající rostlina (konspecifický pyl). Pyl z cizích druhů (heterospecifický) může mít negativní vliv na rostlinu, pokud se dostane na její bliznu. Také snižuje pravděpodobnost, že se na blizně zachytí pyl konspecifický (Gregory *et Galen*, 1989; Morales *et Traveset*, 2008; Muchhala *et Thomson*, 2012). Opylovači generalisté (navštěvující velké množství různých druhů rostlin) tedy mohou přenášet velké množství pylu, a přesto být méně efektivní než specialisté (navštěvující jediný druh nebo jen několik málo druhů rostlin), kteří ho přenášejí méně (Adler *et Irwin*, 2006; Bartomeus *et al.*, 2008).

## 6 Srovnání efektivity skupin opylovačů na základě literatury

Zaměřil jsem se na analýzu existujících článků, které se zabývají přenosem pylu opylovači a zahrnul články zabývající se přenosovou kapacitou pylu opylovačů (celkem bylo analyzováno 15 studií, jejich seznam viz. příloha 1). Většina článků porovnává několik funkčních skupin opylovačů pouze na úzkém vzorku druhů rostlin a studie se liší i v metodách získávání dat, a proto lze dosavadní analýzu považovat pouze spíše jen jako exploratorní – jako určitý pokus nahlédnout, zda je nějaká možnost efektivitu přenosu pylu na úrovni funkčních skupin opylovačů generalizovat.

Protože se získaná množství pylových zrn v jednotlivých studiích i mezi nimi výrazně lišila, rozhodl jsem se počty pylových zrn před další práci logaritmicky transformovat. Potom jsem od údajů pro jednotlivé skupiny opylovačů vždy odečetl průměr dané studie a ze získaných reziduálů jsem spočítal průměr pro každou funkční skupinu opylovačů.



Obr. 1: Reziduály logaritmu průměrného množství přenášeného pylu na těle různých funkčních skupin opylovačů po odečtení průměrného množství přenášeného pylu v dané studii.

Tabulka 1: Skupinové průměry logaritmu počtu přenášených zrn po odečtení průměrného množství pylu v dané studii.

Skupina opylovačů	Průměrný residuál	Rozdíl proti včele med.	Kolik jedinců nahradí 1 včelu med.
včela med.	0.304	0.000	1.000
čmeláci	0.263	0.041	1.099
brouci	-0.536	0.841	6.930
motýli	-0.068	0.373	2.358
ost. Diptera	-0.324	0.628	4.245
pestřenky	-0.174	0.478	3.009
samot. včely	0.354	-0.050	0.892
vosy	0.030	0.275	1.882

## 6.1 Interpretace výsledků

Z dostupné literatury, ve které byla přenosová kapacita měřena, lze vyčíst, že blanokřídlí a speciálně čmeláci a medonosné včely přenášejí největší počet pylových zrn (Talavera *et al.*, 2001; Escaravage *et Wagner*, 2004; Alarcón, 2010). Mé výsledky toto zjištění podporují a ukazují, že samotářské včely mohou být v přenosu pylu podobně efektivní (viz. Tabulka 1).

Na druhé straně spektra skupin opylovačů jsou brouci, kteří na svých tělech přenášejí nejméně pylových zrn, což se dá vyčíst i z dostupné literatury (např. Escaravage *et Wagner*, 2004). Vypadá to, že další skupiny (pestřenky, ost. Diptera, motýli, vosy) se v přenosové kapacitě mezi sebou nijak výrazně neliší, ale všechny skupiny nejspíš vykazují větší, či menší míru variability a to například proto, že jednotlivé druhy hmyzu v dané skupině mohou mít rozdílnou efektivitu přenosu pylu (např. Gilbert, 1981).

Motýli nejsou v porovnání s ostatními skupinami opylovačů v přenosu pylových zrn nijak moc efektivní, protože přenášejí na těle málo pylových zrn. Pro některé druhy rostlin jako je hvozdík (*Dianthus deltoides*), smolníčka (*Viscaria vulgaris*) nebo chrastavec (*Knautia arvensis*) mohou být však významnými opylovači, pokud budou dostatečně častí (Jennersten, 1984).

Z tabulky 1, která porovnává efektivitu přenosu pylových zrn funkčních skupin opylovačů, lze vyčíst, že se jednotlivé skupiny se mezi sebou neliší nijak extrémně. Mohlo by z toho tedy vyplývat, že i skupiny, které přenášejí o něco méně pylu (např. pestřenky a ost. Diptera) by mohly být stejně efektivní, pokud budou mít dostatečnou četnost návštěv květu (např. tři návštěvy pestřenky by měli nahradit jednu návštěvu medonosné včely). S touto myšlenkou pracuje i řada studií (Herrera, 1987; Talavera *et al.*, 2001; Alarcón, 2010).

## **7 Adaptace rostlin na zvýšení efektivity přenosu pylu**

Řada rostlin si během evoluce vytvořila nejrůznější adaptace, které zvyšují efektivitu přenosu pylu a zvyšují šanci na úspěšné rozmnožování. Adaptace mohou být na různých úrovních od celkové morfologie květu (souměrnost, velikost, tvar), přes velikostní rozrůznění pohlavních orgánů (délka tyčinek, vystavení blizny do prostoru), až po změny na úrovni pylových zrn (velikost zrn, množství, lepivost a tvorba balíčků).

### **7.1 Morfologie květů a květenství**

Důležitý není jen tvar, ale i velikost a barva květu nebo množství květů ve květenství, které mohou opylovače vést k častějším návštěvám a efektivnějšímu přenosu pylu.

Tvar květu může určovat, které funkční skupiny opylovačů budou daný květ navštěvovat. Generalistické otevřené aktinomorfní květy mají nejvíc návštěvníků a vyskytují se na nich téměř všechny skupiny opylovačů (O'Brien, 1980; Lázaro et Totland, 2014). Na druhém konci spektra jsou pak zygomorfní květy se zanořenými nektarii a úzkou květní stopkou, které obvykle budou cílit na specifickou funkční skupinu opylovačů (Jennersten, 1984; Ushimaru *et al.*, 2005; Gómez *et al.*, 2006). Stejný opylovač však může navštěvovat zároveň specializované i generalistické květy (Fenster *et al.*, 2004).

Tvar květu má rovněž vliv na umístování pylu na specifická místa na těle hmyzu nebo na úspěšnou depozici pylu na bliznu (Bookman, 1981). Tím se zvyšuje šance, že dostatečné množství pylu se dostane na ty části opylovačů, které mají šanci dostat se do kontaktu s bliznami (Huang *et al.*, 2015; Koch *et al.*, 2017).

Velikost květu nebo množství jednotlivých květů v květenství určuje, kolik opylovačů danou rostlinu za určitou dobu navštíví. Větší květy lépe lákají hmyz a mají více návštěv za jednotku času, stejně tak velká květenství s velkým množstvím květů mají větší pravděpodobnost návštěvy (Galen et Stanton, 1989; Conner *et al.*, 1995; Hansen et Totland, 2006; Celedón-Neghme *et al.*, 2007). Pokud rostlina vytvoří větší květy, může jich ale kvůli omezenému množství živin vytvořit méně (Delph et Herlihy, 2012).

Různí opylovači upřednostňují různé barvy květu (např. Stanton, 1987; Haslett, 1989b; Dukas et Shmida, 1989). Preference barvy květu je buď vrozená, aby opylovač při svém prvním letu našel vhodný květ se zdrojem potravy, nebo naučená, kdy opylovač reaguje na podněty a vychází ze svých zkušeností (hl. dostupnost odměny) (Lunau et Maier, 1995; Weiss, 1997; Goyret *et al.*, 2008). Pokud v jednu dobu na daném místě dominují například bílé květy, opylovač, který se běžně orientuje na červené a modré, které ale zrovna nejsou k dispozici, bude navštěvovat a přenášet pyl dominujících bílých rostlin (Haslett, 1989; Fenster *et al.*, 2004).

### **7.2 Délka tyčinek**

Délka tyčinek a rozrůznění tyčinek v rámci jednoho květu mohou hrát v opylování důležitou

roli. Množství odebrané opylovačem z dlouhých nebo naopak krátkých tyčinek se často výrazně liší, delší mají větší odběry (Sahli et Conner, 2007). Tyčinky se liší i v umístění pylových zrn na tělo opylovače, zatímco pyl z krátkých prašníků se častěji dostává na hlavu a přední části těla, pyl z dlouhých prašníků častěji na zadní části těla (Wolfe et Barrett, 1989). Důležitá je také délka prašníků v souvislosti s velikostí koruny květu. Pokud prašníky vyčnívají nad hranici koruny, mohou mít více odebraného pylu, ale na druhou stranu vedou k nižší depozici na bliznu (Conner *et al.*, 1995). Delší prašníky mají také vyšší odběry za jednu návštěvu opylovače a disperze pylu se tak nemusí rozložit v čase nebo na větší množství opylovačů, menší opylovači také dlouhé prašníky kontaktují méně často než prašníky krátké (Harder et Barrett, 1993).

### 7.3 Pylové hrudky a brylky

Značné množství rostlin vytváří pylové balíčky, hrudky či brylky. Nejznámější čeledí rostlin, která vytváří brylky, jsou vstavačovité (*Orchidaceae*) (např. Proctor et Harder, 1994). Brylky vytvářejí v důsledku malého množství opylovačů, kteří nejsou dostatečně častí (Johnson et Nilsson, 1999), nebo kvůli velkému počtu vajíček v semeníku a počtu semen, pokud se pyl dostává na bliznu jen zřídka, je důležité, aby se ho tam dostalo co nejvíce (Proctor et Harder, 1994; Nazarov et Gerlach, 1997). Tvorba pylových hrudek a brylek vede ke zvýšení odběrů pylu, ale ne ke zvýšení depozice pylu na bliznu, protože ne vždy dojde k úspěšnému umístění brylky (Harder et Thomson, 1989; Johnson et Edwards, 2000).

Tvorbu pylových balíčků umožňuje lepivá hmota (pollenkitt), která má také za následek, že na sebe opylovač nabere více pylu než bez ní. Lepivý pyl se také hůře vyčesává a nedochází tak ke ztrátám (Pierre *et al.*, 2010; Amador *et al.*, 2017). Pollenkitt je tvořený v prašnicích a má pro rostlinu velké množství důležitých funkcí, jako je například držení pylových zrn v prašnicích před jejich odběrem a držení pylu pohromadě během přenosu, usnadnění rozptýlení pylu, lákání opylovače, umožnění sekundární prezentace pylu nebo ochrana pylu před ultrafialovým zářením, vodou, dehydratací, patogeny a predátory (Pacini et Hesse, 2005). Špatným nabíráním a odevzdáváním pylových balíčků se zvyšuje vzdálenost, kterou na opylovači balíček cestuje a doba, kdy není pyl předán na bliznu a může se stát neživotaschopným (Broyles et Wyatt, 1991).

### 7.4 Způsoby uvolňování pylu z prašníků

Postupné pukání prašníků a vypouštění pylu má za následek rozložení vypouštěného pylu mezi co nejvíce opylovačů (Cresswell, 1999; Castellanos *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2014).

Je mnoho možností, jak docílit rozložení vypouštění pylu v čase. Jednou z možností je časově od sebe oddělit vypouštění pylu určitým počtem prašníků. Například rostlina *Penstemon barbatus* otevírá dva prašníky brzy ráno a dva později odpoledne (Castellanos *et al.*, 2006). Jiným příkladem je tolije (*Parnassia*), která otevírá postupně každý den jeden prašík

(Armbruster *et al.*, 2014).

Další možností je postupné pukání prašníku, a to například postupným rolováním nebo podélnou štěrbinou, které mají vliv na efektivitu přenosu pylu různými skupinami opylovačů takový, že rozloží pylová zrna mezi více jedinců opylovače (Li *et al.*, 2014).

Některé druhy rostlin si vyvinuly velmi zajímavou adaptaci na vypouštění pylu - poricidní prašníky. Jejich prašníky pukají jen malými otvory a uvolňují při manipulaci jen málo pylu (princip je podobný slánce). Někteří opylovači se však naučili výdej pylu zvýšit vibracemi vytvářenými létatými svaly (Harder *et Thomson*, 1989). Vibrace se liší od normálního užití svalu při letu, při odběru pylu jsou až dvakrát rychlejší než při letu. Čím vyšší frekvence vibrací, tím více se uvolní pylu z prašníků. Mechanismus původně pomáhající distribuovat pyl na co nejvíce opylovačů tak spíše snižuje ztráty pylových zrn a optimalizuje disperzi pylu opylovači (Harder *et Barclay*, 1994).

Například na borůvce (*Vaccinium angustifolium*) se objevují čmeláci, kteří vytvářejí potřebné vibrace, a proto mohou nabírat větší množství pylu než medonosné včely, které je nevytvářejí. Záleží ale na řadě různých faktorů, které přenos pylu ovlivňují (například potravní preference opylovače), a proto se může stát, že i hmyz bez schopnosti potřebné vibrace může sbírat srovnatelné množství pylu jako opylovač využívající vibrace (Javorek *et al.*, 2002).

Jednou z možností dávkování množství pylu pro odběr opylovači, aby jeden jedinec neodnesl moc, je takzvaná sekundární prezentace pylu (Harder *et Thomson*, 1989). Pyl vytvářený v prašnicích je přemísťován na jiné květní části (Cruden, 2000). Často se ukládá na sterilní bliznu, která slouží jako dávkovač pylových zrn a je v blízkosti druhé, fertilní blizny, což má za následek zvýšení přesnosti přenosu pylu, a tím pádem i efektivitu opylení. Určité množství pylových zrn avšak může zůstat na místech, kam se opylovač nemůže dostat a dochází tak ke ztrátám pylu kvůli sekundární prezentaci pylu (Castro *et al.*, 2008).

## 7.5 Množství a velikost pylových zrn

Rostliny se liší množstvím pylových zrn, které produkují. Toto množství souvisí s velikostí pylových zrn, velikostí květu, velikostí blizny a množstvím pylu, které se musí dostat na bliznu, aby se zajistila produkce plodů (Cruden, 1981; Aizen et Harder, 2007). Nejdůležitějším faktorem je ale množství vajíček, protože podíl pylových zrn na počtu vajíček je možným ukazatelem efektivity opylení, jelikož ukazuje pravděpodobnost oplodnění (Cruden, 2000; Castellanos *et al.*, 2006).

Podíl pylu a počtu vajíček vypovídá o efektivitě přenosu pylových zrn, a proto lze odvodit, že rostlina, která má tento poměr vyšší, má méně efektivní přenašeče pylu a naopak (Cruden, 1981; Michalski et Durka, 2009; Gong et Huang, 2014). Množství vytvářeného pylu se neliší pouze mezi druhy rostlin, ale i mezi jednotlivými populacemi i jedinci téhož druhu (Cruden, 1976; Gong et Huang, 2014). Záleží na mnoha faktorech jako je například dostatek živin, míra konkurence nebo dostatek vhodných a efektivních opylovačů. Pokud navíc rostlina používá pyl jako odměnu, musí ho vytvořit znatelně více než jiná, která používá jako odměnu pyl i nektar. Rostliny s různými funkčními skupinami opylovačů navštěvující jejich květy mají různý poměr pylových zrn ku počtu vajíček (Cruden, 2000).

Rostlinné druhy se často velmi liší ve velikosti pylových zrn. Rozdíly v podmínkách klíčení pylových zrn, růstu pylové láčky a oplodnění vajíčka jsou asi důvody rozdílnosti ve velikosti pylových zrn (Harder, 1998). Čím větší pylové zrno je, tím více živin obsahuje, a tím hlouběji do čnělky může prorůst. Rostliny s větším pylem také potřebují dostat na bliznu menší počet zrn než jiné s malým pylem (Cruden, 2000).



## 8 Závěr

Efektivitu přenosu pylu ovlivňuje velké množství faktorů a často není lehké určit, které faktory mají největší vliv. Je jasné, že ji ovlivňují vlastnosti jednotlivých skupin opylovačů jakož i rostlin, na které opylovači létají. Často o efektivitě opylení řeknou více určité kombinace těchto vlastností než vlastnosti samotné.

Opylovači mají řadu vlastností, kterými ovlivňují svou efektivitu přenosu pylových zrn (viz. kapitola 5). Jednou z nejdůležitějších vlastností je velikost těla. Relativně větší opylovači na svém těle mohou přenášet větší množství pylu než opylovači relativně menší velikosti. Jsou ale případy, kdy menší opylovač může přenášet pylu více, protože se například lépe dostane do určitého typu květu. Další významnou vlastností je chlupatost. Chlupatější opylovači jsou v mnoha případech v přenosu pylu efektivnější, ale záleží například i na frekvenci návštěv květu. Častější návštěvník květu může přenášet více pylu, a to i v případě, že je méně chlupatý než jiný. Efektivitu přenosu pylových zrn ovlivňuje i preference určitého zdroje potravy, opylovač živící se pylem ho může přenést více než opylovač živící se nektarem. Poslední důležitou vlastností je věrnost opylovače, tedy naučení se navštěvovat pouze několik málo typů květu, která zvyšuje efektivitu přenosu konspecifického pylu.

Efektivitu přenosu pylových zrn mohou ovlivňovat i rostliny pomocí různých vytvořených adaptací (viz. kapitola 7). Morfologie květu, tedy jeho velikost, barva a tvar, je první touto adaptací. Větší květy lépe lákají opylovače, tvar a barva částečně určují které skupiny opylovačů budou květ navštěvovat. Další adaptací je délka tyčinek, která může určovat, kolik pylu opylovači z květu odnesou, a na které z nich se bude vůbec pyl nanášet. Některé rostliny tvoří pylové balíčky, které zvyšují množství odneseného pylu jedním opylovačem, což nemusí mít pozitivní dopad. Nedojde k rozptýlu pylu a pyl se dostane na omezené množství dalších květů, ale zajistí to dostatečný odnos pylu, pokud jsou opylovači méně častí. O rozložení pylu mezi co nejvíce opylovačů a zvýšení rozptýlu pylu mezi více květů se rostliny pokoušejí adaptací postupného uvolňování pylu z prašníků. V neposlední řadě efektivitu přenosu pylu ovlivňují i vlastnosti pylu samotného (jeho velikost a množství).

Jednotlivé funkční skupiny se v efektivitě přenosu pylu můžou lišit a dají se porovnat mezi sebou (například jejich přenosovou kapacitu). Můžeme se pokusit říci, které z nich jsou nejefektivnější a které naopak nejméně efektivní (viz. kapitola 6). Nižší přenosová kapacita se ale nejspíš dá vynahradit vyššími denzitami a frekvencí návštěv květu.

Většinou se efektivita přenosu pylu měří pouze jednou mírou a neuvažují se možné další faktory, které ji mohou výrazně ovlivnit. Nejlepší odhad skutečné efektivy opylovače bychom nejspíše získali porovnáním jednotlivých naměřených proměnných a zkombinováním daných používaných postupů (například zkombinovat přenosovou kapacitu pylu opylovače

s četností návštěv květu).

## 9 Literatura

- Adler, L. S. and Irwin, R. E. (2006) 'Comparison of pollen transfer dynamics by multiple floral visitors: Experiments with pollen and fluorescent dye', *Annals of Botany*, 97(1), pp. 141–150. doi: 10.1093/aob/mcj012.
- Aizen, M. A. and Harder, L. D. (2007) 'Expanding the limits of the pollen-limitation concept: Effects of pollen quantity and quality', *Ecology*, 88(2), pp. 271–281. doi: 10.1890/06-1017.
- Alarcón, R. (2010) 'Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant-pollinator community', *Oikos*, 119(1), pp. 35–44. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17694.x.
- Alexandersson, R. and Johnson, S. D. (2002) 'Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae)', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1491), pp. 631–636. doi: 10.1098/rspb.2001.1928.
- Altner, H. and Loftus, R. (1985) 'Ultrastructure and Function of Insect Thermo- And Hygroreceptors', *Annual Review of Entomology*, 30(1), pp. 273–295. doi: 10.1146/annurev.en.30.010185.001421.
- Amador, G. J. *et al.* (2017) 'Honey bee hairs and pollenkitt are essential for pollen capture and removal', *Bioinspiration and Biomimetics*. IOP Publishing, 12(2). doi: 10.1088/1748-3190/aa5c6e.
- Amaya-Márquez, M. (2009) 'Floral constancy in bees: A revision of theories and a comparison with other pollinators', *Revista Colombiana de Entomología*, 35(2), pp. 206–216.
- Armbruster, W. S. *et al.* (2014) 'In the right place at the right time: *Parnassia* resolves the herkogamy dilemma by accurate repositioning of stamens and stigmas', *Annals of Botany*, 113(1), pp. 97–103. doi: 10.1093/aob/mct261.
- Ballantyne, G., Baldock, K. C. R. and Willmer, P. G. (2015) 'Constructing more informative plantpollinator networks: Visitation and pollen deposition networks in a heathland plant community', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1814). doi: 10.1098/rspb.2015.1130.
- Bartomeus, I., Bosch, J. and Vilà, M. (2008) 'High invasive pollen transfer, yet low deposition on native stigmas in a *Carpobrotus*-invaded community', *Annals of Botany*, 102(3), pp. 417–424. doi: 10.1093/aob/mcn109.
- Benachour, K. (2017) 'Insect Visitors of Lavender (*Lavandula officinalis* L.): Comparison of Quantitative and Qualitative Interactions of the Plant with Its Main Pollinators', *African Entomology*, 25(2), pp. 435–444. doi: 10.4001/003.025.0435.
- Benjamin, F. E., Reilly, J. R. and Winfree, R. (2014) 'Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services', *Journal of Applied Ecology*, 51(2), pp. 440–449. doi: 10.1111/1365-2664.12198.
- Bernhardt, P. (2000) 'Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms', *Plant Syst. Evol.*, 222, pp. 293–320.
- Bookman, S. S. (1981) 'The Floral Morphology of *Asclepias speciosa* (Asclepiadaceae) in Relation to Pollination and a Clarification in Terminology for the Genus', *American Journal of Botany*, 68(5), p. 675. doi: 10.2307/2442794.

- Bronstein, J. L. *et al.* (2006) 'The evolution of plant – insect mutualisms', pp. 412–428.
- Broyles, S. B. and Wyatt, R. (1991) 'Effective Pollen Dispersal in a Natural Population of *Asclepias exaltata* : The Influence of pollinator behavior, genetic similarity, and mating success', *The American Naturalist*, 138(5), pp. 1239–1249.
- Castellanos, M. C. *et al.* (2006) 'Anther evolution: Pollen presentation strategies when pollinators differ', *American Naturalist*, 167(2), pp. 288–296. doi: 10.1086/498854.
- Castro, S., Silveira, P. and Navarro, L. (2008) 'How does secondary pollen presentation affect the fitness of *Polygala vayredae* (Polygalaceae)?', *American Journal of Botany*, 95(6), pp. 706–712. doi: 10.3732/ajb.2007329.
- Celedón-Neghme, C., Gonzáles, W. L. and Gianoli, E. (2007) 'Cost and benefits of attractive floral traits in the annual species *Madia sativa* (Asteraceae)', *Evolutionary Ecology*, 21(2), pp. 247–257. doi: 10.1007/s10682-006-9002-6.
- Charlesworth, D. and Charlesworth, B. (1987) 'Inbreeding depression and its evolutionary consequences.', *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 18, pp. 237–268. doi: 10.1146/annurev.es.18.110187.001321.
- Chittka, L., Thomson, J. D. and Waser, N. M. (1999) 'Flower constancy, insect psychology, and plant evolution', *Naturwissenschaften*, 86(8), pp. 361–377. doi: 10.1007/s001140050636.
- Conner, J. K., Davis, R. and Rush, S. (1995) 'The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators', *Oecologia*, 104(2), pp. 234–245. doi: 10.1007/BF00328588.
- Cook, C. D. K. and Cook, D. K. (1988) 'Wind Pollination in Aquatic Angiosperms All use subject to JSTOR Terms and Conditions WIND POLLINATION IN AQUATIC ANGIOSPERMS ABSTRACT', *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(3), pp. 768–777.
- Cresswell, J. E. (1999) 'The influence of nectar and pollen availability on pollen transfer by individual flowers of oil-seed rape (*Brassica napus*) when pollinated by bumblebees (*Bombus lapidarius*)', *Journal of Ecology*, 87(4), pp. 670–677. doi: 10.1046/j.1365-2745.1999.00385.x.
- Cruden, R. W. (1976) 'Intraspecific Variation in Pollen-Ovule Ratios and Nectar Secretion-Preliminary Evidence of Ecotypic Adaptation', *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 63(2), p. 277. doi: 10.2307/2395306.
- Cruden, R. W. (1981) 'Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: an hypothesis', *Evolution*, 35(5), pp. 964–974.
- Cruden, R. W. (2000) 'Pollen grains: Why so many?', *Plant Systematics and Evolution*, 222(1–4), pp. 143–165. doi: 10.1007/BF00984100.
- Dafni, A., Kevan, P. G. and Husband, B. C. (2005) *Practical pollination biology.*, *Practical pollination biology*. Cambridge, Ontario, Canada: Enviroquest Ltd. Available at: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20053155384> (Accessed: 18 April 2018).
- Delph, L. F. and Herlihy, C. R. (2012) 'Sexual, fecundity, and viability selection on flower size and number in a sexually dimorphic plant', *Evolution*, 66(4), pp. 1154–1166. doi: 10.1111/j.1558-5646.2011.01510.x.

- Dieringer, G. and Cabrera, L. R. (2002) 'The interaction between pollinator size and the bristle staminode of *Penstemon digitalis* (Scrophulariaceae)', *American Journal of Botany*, 89(6), pp. 991–997. doi: 10.3732/ajb.89.6.991.
- Dukas, R. and Shmida, A. (1989) 'Correlation between the Color , Size and Shape of Israeli Crucifer Flowers and Relationships to Pollinators', *Oikos*, 54(3), pp. 281–286.
- Epps, M. J., Allison, S. E. and Wolfe, L. M. (2015) 'Reproduction in flame azalea (*Rhododendron calendulaceum*, ericaceae): A rare case of insect wing pollination', *American Naturalist*, 186(2), pp. 294–301. doi: 10.1086/682006.
- Escaravage, N. and Wagner, J. (2004) 'Pollination effectiveness and pollen dispersal in a *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) population', *Plant Biology*, 6(5), pp. 606–615. doi: 10.1055/s-2004-821143.
- Faegri, K. and Van Der Pijl, L. (2013) *Principles of Pollination Ecology*. Elsevier Science. Available at: <https://books.google.cz/books?id=3zflBAAQBAJ>.
- Fenster, C. B. *et al.* (2004) 'Pollination and Floral Syndromes', *Review Literature And Arts Of The Americas*, 35(2004), pp. 375–403. doi: 10.2307/annurev.ecolsys.34.011802.30000015.
- Freitas, B. M. and Paxton, R. J. (1998) 'A comparison of two pollinators: The introduced honey bee *Apis mellifera* and an indigenous bee *Centris tarsata* on cashew *Anacardium occidentale* in its native range of NE Brazil', *Journal of Applied Ecology*, 35(1), pp. 109–121. doi: 10.1046/j.1365-2664.1998.00278.x.
- Fumero-Cabán, J. J. and Meléndez-Ackerman, E. J. (2007) 'Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae)', *American Journal of Botany*, 94(3), pp. 419–424. doi: 10.3732/ajb.94.3.419.
- Galen, C. and Stanton, M. L. (1989) 'Bumble bee pollination and floral morphology: factors influencing pollen dispersal in the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae)', *American Journal of Botany*, 76(3), pp. 419–426. doi: 10.2307/2444612.
- Gegear, R. J. and Lavery, T. M. (2004) 'Effect of a colour dimorphism on the flower constancy of honey bees and bumble bees', *Canadian Journal of Zoology*, 82(4), pp. 587–593. doi: 10.1139/z04-029.
- Gegear, R. J. and Lavery, T. M. (2005) 'Flower constancy in bumblebees: A test of the trait variability hypothesis', *Animal Behaviour*, 69(4), pp. 939–949. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.06.029.
- Gilbert, F. S. (1985) 'Ecomorphological relationships in hoverflies (Diptera, Syrphidae).', *Proceedings - Royal Society of London, Series B*, 224(1234), pp. 91–105. doi: 10.1098/rspb.1985.0023.
- Gilbert, F.S. (1985) 'Morphometric patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae)', *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 224(1234), pp. 79–90. doi: 10.1098/rspb.1985.0022.
- GILBERT, F. S. (1981) 'Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species', *Ecological Entomology*, 6(3), pp. 245–262. doi: 10.1111/j.1365-2311.1981.tb00612.x.
- Gómez, J. M., Perfectti, F. and Camacho, J. P. M. (2006) 'Natural selection on *Erysimum*

- mediohispanicum flower shape: Insights into the evolution of zygomorphy', *American Naturalist*, 168(4), pp. 531–545. doi: 10.1086/507048.
- Goméz, J. M. and Zamora, R. (1999) 'Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormatophylla spinosa* (Cruciferae)',
- Gong, Y. B. and Huang, S. Q. (2014) 'Interspecific variation in pollen-ovule ratio is negatively correlated with pollen transfer efficiency in a natural community', *Plant Biology*, 16(4), pp. 843–847. doi: 10.1111/plb.12151.
- Goulson, D. (2000) 'Are insects flower constant because they use search images to find flowers?', *Oikos*. Blackwell Munksgaard, 88(3), pp. 547–552. doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.880311.x.
- Goulson, D. and Wright, N. P. (1998) 'Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae)', *Behavioral Ecology*, 9(3), pp. 213–219. doi: 10.1093/beheco/9.3.213.
- Goyret, J. *et al.* (2008) 'Why do *Manduca sexta* feed from white flowers? Innate and learnt colour preferences in a hawkmoth', *Naturwissenschaften*, 95(6), pp. 569–576. doi: 10.1007/s00114-008-0350-7.
- Gregory, T. and Galen, C. (1989) 'Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: consequences of foreign pollen contamination for seed set in the alpine wildflower, *Polemonium viscosum*', *Oecologia*, 81, pp. 120–123.
- Grüter, C. and Ratnieks, F. L. W. (2011) 'Flower constancy in insect pollinators: Adaptive foraging behavior or cognitive limitation?', *Communicative and Integrative Biology*, 4(6), pp. 633–636. doi: 10.4161/cib.16972.
- Gyan, K. Y. and Woodell, S. R. J. (1987) 'Analysis of Insect Pollen Loads and Pollination Efficiency of Some Common Insect Visitors of Four Species of Woody Rosaceae', *Functional Ecology*, 1(3), p. 269. doi: 10.2307/2389430.
- Hahn, M. and Bruhl, C. A. (2016) 'The secret pollinators : an overview of moth pollination with a focus on Europe and North America', *Arthropod-Plant Interactions*. doi: 10.1007/s11829-016-9414-3.
- Hansen, V. and Totland, Å. (2006) 'Pollinator visitation , pollen limitation , and selection on flower ...'
- Harder, L. D. (1998) 'Pollen-size comparisons among animal-pollinated angiosperms with different pollination characteristics', *Biological journal of the Linnean Society*, 980235(64), pp. 513–525.
- Harder, L. D. and Barclay, R. M. R. (1994) 'The Functional Significance of Poricidal Anthers and Buzz Pollination: Controlled Pollen Removal From *Dodecatheon*', *Functional Ecology*, 8(4), p. 509. doi: 10.2307/2390076.
- Harder, L. D. and Barrett, S. C. H. (1993) 'Pollen Removal from tristylous *Pontederia cordata*: effects of anther position and pollinator specialization', *Ecology*, 74(4), pp. 1059–1072.
- Harder, L. D. and Thomson, J. D. (1989) 'Evolutionary options for maximizing pollen dispersal of animal- pollinated plants', *American Naturalist*, 133(3), pp. 323–344. doi: 10.1086/284922.

- Haslett, J. R. (1989) 'Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *Rhingia campestris* (Diptera: Syrphidae)', *Oecologia*, 81(3), pp. 361–363. doi: 10.1007/BF00377084.
- Heithaus, E. R., Opler, P. A. and Baker, H. G. (1974) 'Bat Activity and Pollination of *Bauhinia Pauletia*: Plant-Pollinator Coevolution', *Ecology*, 55(2), pp. 412–419. doi: 10.2307/1935229.
- Herrera, C. M. (1987) 'Components of Pollinator "Quality": Comparative Analysis of a Diverse Insect Assemblage', *Oikos*, 50(1), p. 79. doi: 10.2307/3565403.
- Hill, P. S. M., Hollis, J. and Wells, H. (2001) 'Foraging decisions in nectarivores: Unexpected interactions between flower constancy and energetic rewards', *Animal Behaviour*, 62(4), pp. 729–737. doi: 10.1006/anbe.2001.1775.
- Holloway, B. A. (1976) 'Pollen-feeding in hover-flies (Diptera: Syrphidae)', *New Zealand Journal of Zoology*, 3(4), pp. 339–350. doi: 10.1080/03014223.1976.9517924.
- Howlett, B. G. *et al.* (2011) 'Can insect body pollen counts be used to estimate pollen deposition on pak choi stigmas?', *New Zealand Plant Protection*, 64, pp. 25–31. doi: 10.30843/nzpp.2011.64.5951.
- Huang, Z. H., Liu, H. Le and Huang, S. Q. (2015) 'Interspecific pollen transfer between two coflowering species was minimized by bumblebee fidelity and differential pollen placement on the bumblebee body', *Journal of Plant Ecology*, 8(2), pp. 109–115. doi: 10.1093/jpe/rtv015.
- Ivey, C. T., Martinez, P. and Wyatt, R. (2003) 'Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae)', *American Journal of Botany*, 90(2), pp. 214–225. doi: 10.3732/ajb.90.2.214.
- J.R.Haslett (1989) 'Randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies', *Ecology*, 78(4), pp. 433–442.
- Jacobs, J. H. *et al.* (2010) 'Pollinator effectiveness and fruit set in common ivy, *Hedera helix* (Araliaceae)', *Arthropod-Plant Interactions*, 4(1), pp. 19–28. doi: 10.1007/s11829-009-9080-9.
- Janson, C. H., Terborgh, J. and Emmons, L. H. (1981) 'Non-Flying Mammals as Pollinating Agents in the Amazonian Forest', *Biotropica*, 13(2), p. 1. doi: 10.2307/2388065.
- Jauker, F., Speckmann, M. and Wolters, V. (2016) 'Intra-specific body size determines pollination effectiveness', *Basic and Applied Ecology*. Gesellschaft für Ökologie, 17(8), pp. 714–719. doi: 10.1016/j.baae.2016.07.004.
- Javorek, S. K., Mackenzie, K. E. and Vander Kloet, S. P. (2002) 'Comparative Pollination Effectiveness Among Bees (Hymenoptera: Apoidea) on Lowbush Blueberry (Ericaceae: *Vaccinium angustifolium*)', *Annals of the Entomological Society of America*, 95(3), pp. 345–351. doi: 10.1603/0013-8746(2002)095[0345:cpeabh]2.0.co;2.
- Jennersten, O. (1984) 'Flower visitation and pollination efficiency of some North European butterflies', *Oecologia*, 63(1), pp. 80–89. doi: 10.1007/BF00379789.
- Johnson, A. S. D. and Nilsson, L. A. (1999) 'Pollen Carryover, Geitonogamy, and the Evolution of Deceptive Pollination Systems in Orchids', *Ecology*, 80(8), pp. 2607–2619.

- Johnson, S. A. and Nicolson, S. W. (2001) 'Pollen digestion by flower-feeding scarabaeidae: Protea beetles (Cetoniini) and monkey beetles (Hopliini)', *Journal of Insect Physiology*, 47(7), pp. 725–733. doi: 10.1016/S0022-1910(00)00166-9.
- Johnson, S. D. and Edwards, T. J. (2000) 'Plant Systematics and Evolution The structure and function of orchid pollinaria', *Plant Systematics and Evolution*, 222, pp. 243–269.
- Johnson, S. D., Neal, P. R. and Harder, L. D. (2005) 'Pollen fates and the limits on male reproductive success in an orchid population', *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(2), pp. 175–190. doi: 10.1111/j.1095-8312.2005.00541.x.
- Kandori, I. (2002) 'Diverse visitors with various pollinator importance and temporal change in the important pollinators of *Geranium thunbergii* (Geraniaceae)', *Ecological Research*, 17(3), pp. 283–294. doi: 10.1046/j.1440-1703.2002.00488.x.
- King, C., Ballantyne, G. and Willmer, P. G. (2013) 'Why flower visitation is a poor proxy for pollination: Measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation', *Methods in Ecology and Evolution*, 4(9), pp. 811–818. doi: 10.1111/2041-210X.12074.
- Koch, L., Lunau, K. and Wester, P. (2017) 'To be on the safe site – Ungroomed spots on the bee's body and their importance for pollination', *PLoS ONE*, 12(9), pp. 1–16. doi: 10.1371/journal.pone.0182522.
- Larsson, M. (2005) 'Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae)', *Oecologia*, 146(3), pp. 394–403. doi: 10.1007/s00442-005-0217-y.
- Lázaro, A. and Totland, O. (2014) 'The influence of floral symmetry, dependence on pollinators and pollination generalization on flower size variation', *Annals of Botany*, 114(1), pp. 157–165. doi: 10.1093/aob/mcu083.
- Li, X. X. *et al.* (2014) 'Pollen packaging and dispensing: Adaption of patterns of anther dehiscence and flowering traits to pollination in three *Epimedium* species', *Plant Biology*, 16(1), pp. 227–233. doi: 10.1111/plb.12040.
- Lunau, K. and Maier, E. J. (1995) 'Innate colour preferences of flower visitors', *Journal of Comparative Physiology A*, 177(1), pp. 1–19. doi: 10.1007/BF00243394.
- Maad, J. (2000) 'Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: Targets and fitness surfaces', *Evolution*, 54(1), pp. 112–123. doi: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb00012.x.
- Michalski, S. G. and Durka, W. (2009) 'Pollination mode and life form strongly affect the relation between mating system and pollen to ovule ratios', *New Phytologist*, 183(2), pp. 470–479. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02861.x.
- Michener, C. D. (1998) 'The corbiculae of bees', *Garden*.
- Morales, C. L. and Traveset, A. (2008) 'Interspecific pollen transfer: Magnitude, prevalence and consequences for plant fitness', *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27(4), pp. 221–238. doi: 10.1080/07352680802205631.
- Muchhala, N. and Thomson, J. D. (2012) 'Interspecific competition in pollination systems: Costs to male fitness via pollen misplacement', *Functional Ecology*, 26(2), pp. 476–482. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01950.x.



- Nagamitsu, T., & Inoue, T. (1997) 'Cockroach Pollination and Breeding System of *Uvaria elmeri* (Annonaceae) in a Lowland Mixed-Dipterocarp Forest in Sarawak Teruyoshi Nagamitsu ; Tamiji Inoue TERUYOSHI NAGAMITSU ~ AND TAMIJI', *American Journal of Botany*, 84(2), pp. 208–213.
- Nazarov, V. V. and Gerlach, G. (1997) 'The potential seed productivity of orchid flowers and peculiarities of their pollination systems', *Lindleyana*, 12(4), pp. 188–204.
- O'Brien, M. H. (1980) 'The pollination biology of a pavement plain: pollinator visitation patterns', *Oecologia*, 47(2), pp. 213–218. doi: 10.1007/BF00346823.
- Olesen, J. M. and Valido, A. (2003) 'Lizards as pollinators and seed dispersers: An island phenomenon', *Trends in Ecology and Evolution*, 18(4), pp. 177–181. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00004-1.
- Ollerton, J., Winfree, R. and Tarrant, S. (2011) 'How many flowering plants are pollinated by animals?', *Oikos*, 120(3), pp. 321–326. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x.
- Orford, K. A., Vaughan, I. P. and Memmott, J. (2015) 'The forgotten flies: The importance of non-syrphid Diptera as pollinators', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1805). doi: 10.1098/rspb.2014.2934.
- Pacini, E. and Hesse, M. (2005) 'Pollenkitt - Its composition, forms and functions', *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 200(5), pp. 399–415. doi: 10.1016/j.flora.2005.02.006.
- Parker, A. J., Williams, N. M. and Thomson, J. D. (2016) 'Specialist pollinators deplete pollen in the spring ephemeral wildflower *Claytonia virginica*', *Ecology and Evolution*, 6(15), pp. 5169–5177. doi: 10.1002/ece3.2252.
- Pellmyr, O. and Thompson, J. N. (1996) 'Sources of Variation in Pollinator Contribution within a Guild : The Effects of Plant and Pollinator Factors', *Oecologia*, 107(4), pp. 595–604.
- Phillips, B. B. *et al.* (2018) 'Shared traits make flies and bees effective pollinators of oilseed rape (*Brassica napus* L.)', *Basic and Applied Ecology*. Elsevier GmbH, 32(2017), pp. 66–76. doi: 10.1016/j.baae.2018.06.004.
- Pierre, J. *et al.* (2010) 'Efficiency of airborne pollen released by honeybee foraging on pollination in oilseed rape: a wind insect-assisted pollination', *Apidologie*, 41, pp. 109–115.
- Proctor, H. C. and Harder, L. D. (1994) 'Pollen load, capsule weight, and seed production in three orchid species', *Canadian Journal of Botany*, 72(2), pp. 249–255. doi: 10.1139/b94-033.
- Rademaker, M. C. J., De Jong, T. J. and Klinkhamer, P. G. L. (1997) 'Pollen dynamics of bumble-bee visitation on *Echium vulgare*', *Functional Ecology*, 11(5), pp. 554–563. doi: 10.1046/j.1365-2435.1997.00124.x.
- Rader, R. *et al.* (2009) 'Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop', *Journal of Applied Ecology*, 46(5), pp. 1080–1087. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01700.x.
- Rader, R. *et al.* (2011) 'Pollen transport differs among bees and flies in a human-modified landscape', *Diversity and Distributions*, 17(3), pp. 519–529. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00757.x.

- Raine, N. E. and Chittka, L. (2007) 'Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera: Apidae: Bombus)', *Entomologia Generalis*, 29(2–4), pp. 179–199. doi: 10.1127/entom.gen/29/2007/179.
- Rammell, N. F., Gillespie, S. D. and Elle, E. (2019) 'Visiting insect behaviour and pollen transport for a generalist oak-savannah wildflower, *camassia quamash* (asparagaceae)', *Canadian Entomologist*, 151(1), pp. 58–68. doi: 10.4039/tce.2018.58.
- Richards, K. W. (1987) 'Diversity, density, efficiency, and effectiveness of pollinators of cicer milkvetch, *Astragalus cicer* L.', *Canadian Journal of Zoology*, 65(9), pp. 2168–2176. doi: 10.1139/z87-331.
- Roquer-Beni, L. *et al.* (2020) 'A novel method to measure hairiness in bees and other insect pollinators', *Ecology and Evolution*, (May 2019), pp. 2979–2990. doi: 10.1002/ece3.6112.
- Sahli, H. F. and Conner, J. K. (2007) 'Visitation, effectiveness, and efficiency of 15 genera of visitors to wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae)', *American Journal of Botany*, 94(2), pp. 203–209. doi: 10.3732/ajb.94.2.203.
- Sapir, Y., Shmida, A. and Ne'eman, G. (2006) 'Morning floral heat as a reward to the pollinators of the *Oncocyclis* irises', *Oecologia*, 147(1), pp. 53–59. doi: 10.1007/s00442-005-0246-6.
- Sarma, K. *et al.* (2007) 'Snail-pollination in *Volvulus nummularium*', *Current Science*, 93(6), pp. 826–831.
- Sedivy, C., Müller, A. and Dorn, S. (2011) 'Closely related pollen generalist bees differ in their ability to develop on the same pollen diet: Evidence for physiological adaptations to digest pollen', *Functional Ecology*, 25(3), pp. 718–725. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01828.x.
- Simpson, B. B. and Neff, J. L. (1981) 'Floral rewards: alternatives to pollen and nectar.', *Annals Missouri Botanical Garden*, 68(2), pp. 301–322. doi: 10.2307/2398800.
- Solís-Montero, L. and Vallejo-Marín, M. (2017) 'Does the morphological fit between flowers and pollinators affect pollen deposition? An experimental test in a buzz-pollinated species with anther dimorphism', *Ecology and Evolution*, 7(8), pp. 2706–2715. doi: 10.1002/ece3.2897.
- Stanton, M. L. (1987) 'Reproductive biology of petal color variants in wild populations of *Raphanus sativus*. I. Pollinator response to colour morphs.', *American Journal of Botany*, 74(2), pp. 178–187. doi: 10.2307/2444019.
- Stavert, J. R. *et al.* (2016) 'Hairiness: The missing link between pollinators and pollination', *PeerJ*, 2016(12), pp. 1–18. doi: 10.7717/peerj.2779.
- Talavera, S. *et al.* (2001) 'Pollinator attendance and reproductive success in *Cistus libanotis* L. (Cistaceae)', *International Journal of Plant Sciences*, 162(2), pp. 343–352. doi: 10.1086/319573.
- Thien, L. B. (1969) 'Mosquito Pollination of *Habenaria obtusata* (Orchidaceae)', *American Journal of Botany*, 56(2), p. 232. doi: 10.2307/2440711.
- Ushimaru, Atushi / Hyodo, F. (2005) 'Why do bilateral symmetric flowers orient vertically? Flower orientation influences pollinator landing behavior', *Evolutionary Ecology*, (7), pp.

Vlasáková, B. *et al.* (2008) 'Cockroaches as pollinators of *Clusia* aff. *sellowiana* (Clusiaceae) on inselbergs in French Guiana', *Annals of Botany*, 102(3), pp. 295–304. doi: 10.1093/aob/mcn092.

Warzecha, D. *et al.* (2016) 'Intraspecific body size increases with habitat fragmentation in wild bee pollinators', *Landscape Ecology*, 31(7), pp. 1449–1455. doi: 10.1007/s10980-016-0349-y.

Waser, N. M. (1986) 'Flower constancy: definition, cause, and measurement', *The American Naturalist*, 127(Winter), pp. 318–321. doi: 10.1126/science.26.678.918.

Weiss, M. R. (1997) 'Innate colour preferences and flexible colour learning in the pipevine swallowtail', *Animal Behaviour*, 53(5), pp. 1043–1052. doi: 10.1006/anbe.1996.0357.

Willmer, P. and Finlayson, K. (2014) 'Big bees do a better job: intraspecific size variation influences pollination effectiveness', *Journal of Pollination Ecology*, 14(23), pp. 244–254. doi: 10.26786/1920-7603(2014)22.

WOLFE, L. M. and BARRETT, S. C. H. (1989) 'Patterns of pollen removal and deposition in tristylous *Pontederia cordata* L. (Pontederiaceae)', *Biological Journal of the Linnean Society*, pp. 317–329. doi: 10.1111/j.1095-8312.1989.tb00498.x.

Young, H. J., Dunning, D. W. and Von Hasseln, K. W. (2007) 'Foraging behavior affects pollen removal and deposition in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae)', *American Journal of Botany*, 94(7), pp. 1267–1271. doi: 10.3732/ajb.94.7.1267.

## 10 Příloha 1

- Adler, L. S. and Irwin, R. E. (2006) 'Comparison of pollen transfer dynamics by multiple floral visitors: Experiments with pollen and fluorescent dye', *Annals of Botany*, 97(1), pp. 141–150. doi: 10.1093/aob/mcj012.
- Alarcón, R. (2010) 'Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant-pollinator community', *Oikos*, 119(1), pp. 35–44. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17694.x.
- Bartomeus, I., Bosch, J. and Vilà, M. (2008) 'High invasive pollen transfer, yet low deposition on native stigmas in a *Carpobrotus*-invaded community', *Annals of Botany*, 102(3), pp. 417–424. doi: 10.1093/aob/mcn109.
- Benachour, K. (2017) 'Insect Visitors of Lavender ( *Lavandula officinalis* L.): Comparison of Quantitative and Qualitative Interactions of the Plant with Its Main Pollinators ', *African Entomology*, 25(2), pp. 435–444. doi: 10.4001/003.025.0435.
- Cruden, R. W. and Hermann-Parker, S. M. (1979) 'Butterfly Pollination of *Caesalpinia Pulcherrima*, with Observations on a Psychophilous Syndrome', *The Journal of Ecology*, 67(1), p. 155. doi: 10.2307/2259342.
- Gyan, K. Y. and Woodell, S. R. J. (1987) 'Analysis of Insect Pollen Loads and Pollination Efficiency of Some Common Insect Visitors of Four Species of Woody Rosaceae', *Functional Ecology*, 1(3), p. 269. doi: 10.2307/2389430.
- Howlett, B. G. *et al.* (2011) 'Can insect body pollen counts be used to estimate pollen deposition on pak choi stigmas?', *New Zealand Plant Protection*, 64, pp. 25–31. doi: 10.30843/nzpp.2011.64.5951.
- Ivey, C. T., Martinez, P. and Wyatt, R. (2003) 'Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae)', *American Journal of Botany*, 90(2), pp. 214–225. doi: 10.3732/ajb.90.2.214.
- Jacobs, J. H. *et al.* (2010) 'Pollinator effectiveness and fruit set in common ivy, *Hedera helix* (Araliaceae)', *Arthropod-Plant Interactions*, 4(1), pp. 19–28. doi: 10.1007/s11829-009-9080-9.
- Jennersten, O. (1984) 'Flower visitation and pollination efficiency of some North European butterflies', *Oecologia*, 63(1), pp. 80–89. doi: 10.1007/BF00379789.
- Medabalimi, M. R. *et al.* (2017) 'Secondary pollen presentation and psychophily in *Vernonia albicans* & *V. cinerea* ( Asteraceae )', (November).
- Rao, M. M. and Raju, A. J. S. (2017) 'Secondary pollen presentation, psychophily and anemochory in *Lagascea mollis* Cav. (ASTERACEAE)', *Biotropia*, 24(3), pp. 202–211. doi: 10.11598/btb.2017.24.3.696.
- Solomon, J. *et al.* (2016) 'Pollination ecology and fruiting behavior of *Pavetta indica* L. (Rubiaceae), a keystone shrub species in the southern Eastern Ghats forest, Andhra Pradesh, India', *Journal of Threatened Taxa*, 8(August), pp. 9155–9170. doi: 10.11609/jott.2340.8.9.9155-9170.
- Solomon, J., Aluri, R. and Kunuku, V. R. (2017) 'Pump mechanism , secondary pollen presentation , psychophily and anemochory in *Emilia sonchifolia* ( L . ) DC . ( Asteraceae )', *J. BioSci. Biotech.*, 6(November), pp. 129–137.
- Talavera, S. *et al.* (2001) 'Pollinator attendance and reproductive success in *Cistus libanotis* L. (Cistaceae)', *International Journal of Plant Sciences*, 162(2), pp. 343–352. doi: 10.1086/319573.